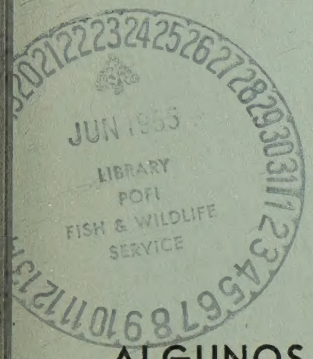
Bulletin

1(3

INTER-AMERICAN TROPICAL TUNA COMMISSION
COMISION INTERAMERICANA DEL ATUN TROPICAL

Bulletin - Boletin
Vol. I, Num. 3



ALGUNOS ASPECTOS DE LA DINAMICA DE LAS POBLACIONES Y SU IMPORTANCIA PARA LA ADMINISTRACION DE PESQUERIAS MARINAS COMERCIALES

por
MILNER B. SCHAEFER

La versión en inglés fué publicada en el Boletín Vol. 1, Núm. 2

La Jolla, California
1955

INTER-AMERICAN TROPICAL TUNA COMMISSION
COMISION INTERAMERICANA DEL ATUN TROPICAL

Bulletin - Boletin
Vol. I, Num. 3

ALGUNOS ASPECTOS DE LA DINAMICA DE LAS POBLACIONES Y SU IMPORTANCIA PARA LA ADMINISTRACION DE PESQUERIAS MARINAS COMERCIALES

por
MILNER B. SCHAEFER

La versión en inglés fué publicada en el Boletín Vol. 1, Núm. 2

La Jolla, California
1955

Indice

Página

Introducción - - - - - - - - - - - - - - - - 59

Ley del crecimiento en las poblaciones que tienden a la estabilidad - - 60

Efectos de la pesca - - - - - - - - - - - - - - 62

Pesca por unidad de esfuerzo - - - - - - - - - - - 63

Pesca máxima de equilibrio - - - - - - - - - - - 63

Determinación del estado de una población de peces y estimación de rendimientos de equilibrio - - - - - - - - - - - - 63

Una aplicación a la pesquería de lenguado del Pacífico Norte - - - 65

Naturaleza del crecimiento de la cantidad de pesca - - - - - 70

Estabilización de una pesca no regulada - - - - - - - - - 70

Curso del desarrollo de una pesquería no regulada y modo como alcanza un equilibrio estable - - - - - - - - - - 72

Ejemplos tomados de las pesquerías comerciales - - - - - - 80

Lenguado del Pacífico - - - - - - - - - - - - 81

Sardina de California (Pilchard del Pacífico) - - - - - 83

Bibliografía citada - - - - - - - - - - - - - - 87

Introducción

Una población de peces oceánicos explotada por una pesquería, puede ser influenciada por un gran número de factores dentro del complejo sistema ecológico de que forma parte. De todos estos factores, solamente uno, la predación por el hombre, es susceptible de ser controlado o modificado en grado apreciable por la acción del hombre mismo. Cualquier administración o control de una pesquería, si tal cosa es siquiera posible, debe en consecuencia, ejercitarse a través de las actividades de los pescadores. Parece importante elucidar algunos de los principios básicos de los efectos de la pesca sobre una población de peces y, recíprocamente, el efecto de esa población en el volumen de la pesca, a fin de saber en qué circunstancias y de qué modo tal control a la acción de los pescadores puede influenciar los *stocks* y el rendimiento que de ellos se obtiene.

La administración de una pesquería tiene como propósito la modificación o limitación de las actividades de quienes a ella se dedican, con el objeto de operar un cambio en la población de peces, en la pesca, o en ambas, lo que en cierto modo es preferible al cambio que resultaría si los pescadores fueran dejados en libertad de actuar sin limitaciones. Lo que puede ser "preferible" envuelve, en el caso general, un gran número de aspectos económicos y sociológicos que son difíciles o imposibles de tratar objetivamente y que no son susceptibles de un razonamiento de tipo cuantitativo. Por lo tanto, debemos limitar nuestra atención a un caso menos general, pero encontrado en la práctica muy a menudo, en el cual el propósito de la administración es el logro de un mayor promedio en la producción total de la pesca, por unidad de tiempo, que el que podría obtenerse sin administración. Entre éstos, un caso de especial importancia es el de la administración orientada a conseguir el máximo promedio de la producción total por unidad de tiempo, que es a lo que frecuentemente se llama, aunque en forma un poco ambigua, "pesca óptima."

De acuerdo con los términos de la Convención en virtud de los cuales está organizada, la Comisión Interamericana del Atún Tropical tiene a su cargo la tarea de recolectar e interpretar la información que facilite mantener las poblaciones de las especies tropicales del atún y de los peces de carnada, a niveles que permitan máximas pescas sostenidas año tras año. Al presente, la información sobre estas poblaciones no es adecuada para este propósito. Un análisis de las relaciones fundamentales entre el tamaño de la población, la intensidad de la pesca y su producto, constituye una base valiosa, aunque no indispensable, en el planeamiento de una eficiente recolección e interpretación de las observaciones requeridas para cumplir con los objetivos que la Comisión persigue.

Es bien sabido que, tratándose de pesquerías oceánicas, tenemos que ver con sistemas ecológicos muy complejos y, en consecuencia, resulta difícil estimar los efectos que produce el volumen de las actividades pesqueras en el tamaño de la población de los peces y en los resultados de la

pesca. Prueba de esto son algunas controversias recientes y actuales. La gran complejidad de estos sistemas tiende, sin embargo, a distraer la mente de la consideración de las leyes fundamentales que rigen el crecimiento de las poblaciones, las cuales hacen posible que una especie sobreviva al crecimiento de poblaciones rapaces (*predadoras*) y las que, por este mismo mecanismo, también hacen posible la predación extensiva del hombre, que es la pesca comercial.

En esta investigación se intentará demostrar la forma en que las leyes fundamentales del crecimiento de las poblaciones actúan en el caso de una pesquería comercial y así, tal vez, aclarar algunas importantes consideraciones básicas para la administración o manejo de las pesquerías oceánicas. La demostración se hará por medio de modelos matemáticos. Ciertas partes de estos modelos o algunos similares han sido aplicados en investigaciones sobre la relación *predador-presa* en otros organismos (Gause, 1934, Lotka 1925) y se han hecho limitadas tentativas para aplicar también a las pesquerías, como se verá luego, técnicas algo parecidas. Hay bastante buena razón para creer que los modelos describen la realidad en forma suficiente como para ampliar nuestra comprensión.

En el proceso de la investigación deseamos elucidar la dinámica de una población de peces oceánicos sin relacionarla con las variaciones del ambiente, esto es, la dinámica de la población media bajo condiciones ambientales medias. Así, consideraremos una situación en que todos los factores del ambiente son constantes y la única excepción es la predación por el hombre, en otras palabras, el volumen de la pesca. En la aplicación, el efecto de una variación debida a cambios ambientales es considerado como una variante casual, independientemente del tamaño de la población.

Ley del crecimiento en las poblaciones que tienden a la estabilidad

Las poblaciones de organismos que viven en un ambiente constante con una limitada provisión de alimento, pueden ser de dos clases. En una clase, ejemplarizada por algunos insectos cuyos diferentes estados compiten entre sí por los medios de vida, el número de adultos fluctúa periódica y contínuamente (Nicholson 1949, 1950). En el otro tipo, la población tiende a la estabilidad, de modo que en un ambiente de determinadas condiciones tiene (la población), en cada tamaño, una tasa potencial definida de crecimiento que sólo depende del tamaño existente de dicha población. Muchísimas poblaciones, desde levaduras y protozoos hasta el hombre, han demostrado ser de esta clase. La mayor parte, por lo menos, de las poblaciones de peces, se consideran dentro de ella.*

---

* Una notable excepción puede ser la de algunas especies del Salmón del Pacífico, que tienden a presentar fluctuaciones periódicas, las cuales son características. Estas pueden ser el resultado de la competencia directa o indirecta, por los medios de subsistencia, entre las diferentes clases anuales de esos peces. Sin embargo, esto ha sido poco investigado.

La ley general del crecimiento para una población de esta clase, P, puede ser expresada así:

$$\frac{dP}{dt} = f(P) \quad \text{..... (1)}$$

en la que $f(P)$ es positiva y monovalente, es decir, tiene un valor único para cada valor de P, entre $P = O$ y $P = L$, la población máxima que el espacio vital y el alimento pueden soportar, para cualquier otro valor de P, $f(P)$ es cero. Llamaremos $f(P)$ la *tasa natural de crecimiento.*

Una función particular que ha demostrado estar de acuerdo con datos experimentales, así como con datos de las poblaciones en la naturaleza, con respecto a gran cantidad de organismos, es la logística de Verhulst-Pearl:

$$\frac{dP}{dt} = k_1 P(L - P) \quad \text{.....(2)}$$

en la que k_1 es una constante

En este caso, por supuesto, $f(P)$ es una parábola con su eje a lo largo de $P = L/2$. Esto se ve gráficamente en la Figura 1. Integrando, podemos obtener P en función de t, función que es una curva sigmoidea asimpotótica superior desde $P = L$ y con una inflexión correspondiente al valor máximo de $\frac{dP}{dt}$, esto es cuando $P = L/2$.

Esta ley ha sido usada para describir el crecimiento de una considerable variedad de organismos, por ejemplo levaduras (Gause 1934, p. 78, Pearl 1925, p. 9), protozoos (Gause 1934, p. 36, p. 93 y siguientes), drosophyla (Pearl 1925, p. 11) y seres humanos (Pearl 1925).

Büchman (1938) ha considerado la dinámica general de las poblaciones de peces comerciales basándose en esta relación, lo mismo que Graham (1939). Graham (1935) usó esta ley de crecimiento en un análisis sobre los efectos de la Primera Guerra Mundial en la abundancia y desembarques de peces de profundidad en el Mar del Norte, y Baerends (1947) ha hecho análisis similares.

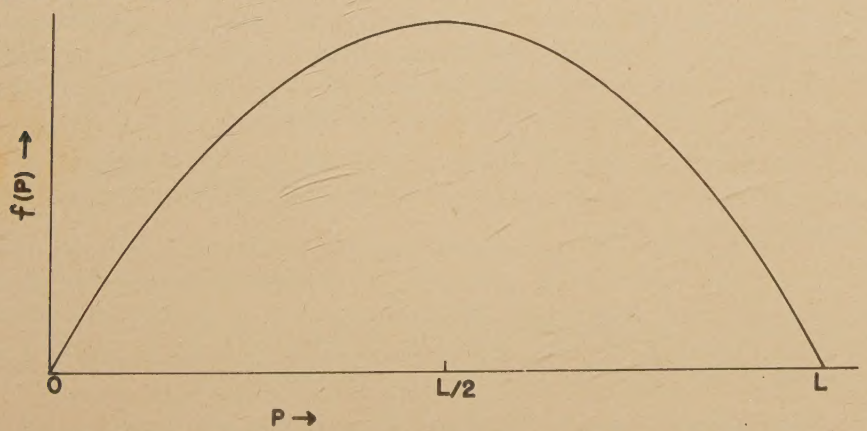


Figura 1. Tasa natural de incremento de una población que crece de acuerdo a la logística de Verhulst-Pearl.

Es posible que, en cuanto a poblaciones de peces, el caso especial de la fórmula (1) representada por el logístico (2) no sea, en general, una representación exacta de la ley de crecimiento. Particularmente, la relación (2) es una parábola simétrica respecto a su eje, de lo cual se deduce que la tasa natural máxima de crecimiento ocurre a un valor de P situado a la mitad de la distancia entre cero y el máximo valor de población, que es L. Hay razón para creer que al menos en algunas poblaciones de peces, la curva es en realidad algo asimétrica con el máximo valor de $\frac{dP}{dt}$ a un valor de P menor que $L/2$. Datos experimentales también han demostrado que éste es algunas veces el caso para otros organismos, por ejemplo, los (datos) que proporciona Gause sobre levadura (1934, p. 68).

Efectos de la Pesca

Una pesquería, que es la extracción de peces que hace el hombre de un *stock,* tiene por efecto disminuir el crecimiento de dicho *stock* que ocurriría, al nivel de población existente, si no hubiese pesca. En otras palabras, la tasa de cambio en el *stock* será menor que la tasa natural de crecimiento en una cantidad igual a la tasa de pesca. Esto es

$$\frac{dP}{dt} = f(P) - P\,\phi(F) \qquad (3)$$

en la que $P\phi(F)$ es la *tasa de pesca,* la que depende del tamaño del *stock* y de alguna función positiva y monovalente del número de unidades de esfuerzo de pesca, F.

Según la fórmula (3), es obvio que, siempre que la tasa de pesca sea menor que la tasa natural de crecimiento, la población aumenta. Recíprocamente, cuando la tasa de pesca excede la tasa natural de crecimiento, la población disminuye. Cuando la tasa de pesca es exactamente igual a la tasa natural de crecimiento, $\frac{dP}{dt} = O$, la población no cambia y se dice que la pesquería está en equilibrio para el nivel de población y el esfuerzo de pesca considerados. La pesca anual lograda bajo tal condición de equilibrio ha sido llamada pesca estabilizada, rendimiento de equilibrio y con otros nombres. Nosotros la llamaremos *pesca de equilibrio.*

De la ecuación (3) y de la forma general de $f(P)$, se pueden sacar de inmediato ciertas conclusiones de importancia en la investigación pesquera y la administración, a saber:

(1) Conforme aumenta la pesquería en intensidad (conforme F aumenta) la población P disminuye. Esta disminución en la población es una consecuencia necesaria del incremento en la intensidad de la pesca, y así es un resultado inevitable del desarrollo de una pesquería.

(2) Regulando el volumen de pesca, la población y la correspondiente pesca de equilibrio pueden mantenerse constantes a cualquier valor menor que $P = L$. La estabilidad o inestabilidad de la población y de la pesca

sobre un determinado período de tiempo, no tiene, en consecuencia, una necesaria relación con el nivel de abundancia, sino que solamente refleja lo que pasa con la tasa de pesca: si está cambiando o si es constante.

Pesca por unidad de esfuerzo

Supongamos que la pesca opera en el *stock* de tal manera, que una unidad de esfuerzo de pesca produce el mismo efecto relativo sobre la población, es decir, pesca el mismo porcentaje del *stock* sin relación al tiempo o lugar en que es aplicada (la unidad). Entonces,

$$\phi(F) = k_2 F \qquad \text{en la que } k_2 \text{ es una constante}$$

$$\text{y } P\,\phi(F) = k_2 P\,F \qquad (4)$$

Bajo estas circunstancias, la tasa de pesca por unidad de esfuerzo es

$$\frac{k_2 P\,F}{F} = k_2 P \qquad (5)$$

y es, así, proporcional a la población. El promedio de producción por unidad de esfuerzo durante un período de tiempo dado, será proporcional al tamaño promedio de la población de peces encontrada durante el período de actividades en referencia. La pesca promedio por unidad de esfuerzo por año, o por algún otro tiempo corto, ha sido ampliamente usada por los científicos en pesquerías para medir los cambios en el tamaño de las poblaciones.

Pesca máxima de equilibrio

Como se ha dicho anteriormente, cuando la tasa de la pesca es exactamente igual a la tasa natural de crecimiento, la población permanece igual y la pesca, desde luego, queda también estabilizada. El tamaño o tamaños del *stock* al nivel del cual o de los cuales la pesca de equilibrio puede ser llevada a su máximo, son niveles de pesca máxima de equilibrio. En general, se supone que una población de peces tiene una ley de crecimiento por lo menos similar a la que expresa la fórmula (2), en que no hay sino un solo valor máximo. En este caso, hay únicamente un solo tamaño de población en el cual la pesca de equilibrio puede ser llevada al máximum. Este tamaño de población ha sido considerado como el *stock* óptimo, y la tasa de pesca correspondiente como pesca óptima. Es preferible (en opinión del autor) la expresión *pesca maxima de equilibrio,* por describir mejor lo que exactamente se quiere dar a entender.

Determinación del estado de una población de peces y estimación de rendimientos de equilibrio

Desde el punto de vista práctico de la administración de una pesquería, estamos interesados en averiguar si la población de peces ha sido llevada a un punto más bajo que aquél en el que la pesca máxima de equilibrio puede ser obtenida. Si esto es así, una disminución en la intensidad de la pesca dará como resultado un aumento en el promedio de los resultados (pescas). También es de importancia estimar, si es posible, la pesca máxima de

equilibrio y el tamaño de la población en la cual dicha pesca puede lograrse.

La investigación de estos asuntos comprende, esencialmente, la estimación de la pesca de equilibrio para varios niveles de población. Esto puede conseguirse mediante la aplicación de las ecuaciones (3) y (4) cuando las suposiciones que acompañan a estas ecuaciones están muy cerca de ser realizadas.

De las ecuaciones (3) y (4) tenemos

$$\frac{dP}{dt} = f(P) - k_2PF \quad \text{.....(6)}$$

Integrando con respecto a un año, se obtendrá

$$\int_{P_0}^{P_1} dP = \int_0^1 f(P)dt - \int_0^1 k_2PFdt \quad \text{.....(7)}$$

en donde $P = P_0$ cuando $t = t_0$
y $P = P_1$ cuando $t = t_1$
de la cual

$$P_1 - P_0 = \triangle P = \overline{f(P)} - k_2F_t\overline{P} \quad \text{.....(8)}$$

Donde $\overline{f(P)}$ es la tasa natural de incremento anual y, de aquí, la pesca de equilibrio anual correspondiente al *stock* medio $\overline{P}$ encontrado por la pesquería durante el año*. F_t es la intensidad de pesca del año, $F_t = \int_0^1 Fdt$. $k_2F_t\overline{P}$ es, desde luego, la pesca total durante el año.

El promedio de pesca por unidad de esfuerzo es

$$U = \frac{k_2F_t\overline{P}}{F_t} = k_2\overline{P} \quad \text{.....(9)}$$

Si se tienen recopilaciones estadísticas adecuadas de la pesquería, conoceremos la cantidad de esfuerzo, la pesca, y la pesca por unidad de esfuerzo año por año. Si podemos evaluar k_2 en (9) podremos computar $\overline{P}$ para cada año a base de los datos estadísticos de pesca. Valores aproximados de P_1 y P_0 podemos estimarlos por interpolación entre valores de $\overline{P}$ para años sucesivos. Dados $P_1 - P_0$ y la pesca, podemos estimar $\overline{f(P)}$, la pesca de equilibrio anual correspondiente a $\overline{P}$ durante cada año de la serie.

Una estimación de k_2 es suministrada por los datos que arrojan los experimentos de marcación, ya que F_tk_2 es simplemente la tasa instantánea de mortalidad por pesca, esto es $f = 1 - e^{-k_2F_t}$, donde f es la tasa anual

* $\overline{P}$ es el promedio de P tomado con respecto a las unidades de esfuerzo aplicadas durante el año.

Esto es, $\overline{P} = \dfrac{\int_0^1 PFdt}{\int_0^1 Fdt}$

de mortalidad por pesca, la cual puede ser determinada a base de las tasas de recobro de peces marcados. Desde luego, también existen otros medios de estimar k_2.

Una aplicación a la Pesquería de lenguado del Pacífico Norte

La manera en que este procedimiento puede ser aplicado se ilustra con el ejemplo de la pesquería del lenguado del Pacífico, de la cual tomaremos la población del Area 2 (la región al Sur del Cabo Spencer). Thompson y Bell (1934) y Thompson (1950) han suministrado estadísticas de pesca y de esfuerzo por unidad. Bell ha proporcionado recientemente al Dr. R. VanCleve (manuscrito) datos revisados y presumiblemente más exactos de los cuales hemos tomado los valores empleados aquí; veánse las primeras 3 columnas de la Tabla 1.

Los experimentos de marcación en el Area 2 han indicado (Thompson y Herrington, 1930) una tasa anual de mortalidad por pesca de aproximadamente 40% en 1926. Posteriormente Thompson y Bell (1934) encontraron que el 47% fué tal vez un porcentaje más cercano a la realidad. Empleando 47% como la tasa anual de mortalidad por pesca en 1926, tenemos

$e^{-F_t k_2} = 0.53$, y $F_t = 494{,}078$ *skates* (Thompson 1950, tabla 2.)

Entonces, $F_t k_2 = 0.635$

y, $1/k_2 = \frac{494}{635} \times 10^6 = 778 \times 10^3$*

Multiplicando los valores de U de cada año por $1/k_2$, obtenemos estimaciones de $\overline{P}$ (Tabla 1, columna 4). Interpolando entre valores sucesivos de $\overline{P}$, obtenemos estimaciones del stock al comienzo de cada año (columna 5). Las diferencias de valores en sucesivos años indican el aumento o disminución del stock causados por la pesca durante el año ($\triangle P$, columna 6). De acuerdo con (8) agregamos $\triangle P$ a la pesca anual para obtener $\overline{f(P)}$, la pesca anual de equilibrio correspondiente a $\overline{P}$ (columna 7). Ahora tenemos estimaciones del *stock* y de su pesca de equilibrio correspondiente para la serie de años de 1916 a 1946. Mostrando gráficamente $\overline{f(P)}$ contra $\overline{P}$ se esperaría obtener, en ausencia de otras influencias, una curva (una parábola si $f(P)$ es la logística). En realidad, debido a efectos desconocidos de variación no tomados en cuenta, los puntos del gráfico más bien tenderán a dispersarse alrededor de una curva promedio. Sin embargo, observando

---

* Considerando los cambios en pesca por unidad de esfuerzo y en la pesca total para el período 1926 a 1933, durante el cual el *stock* bajó y luego volvió al nivel original, Thompson (1950) llegó a un valor de 335×10^3 para $1/k_2$. Este valor corresponde a una tasa de mortalidad por pesca de alrededor de 77% en 1926, la que parece irrazonablemente alta si se consideran los resultados de la marcación, los datos de composición de edades y otras informaciones referentes a esta pesquería. Más adelante (pág. 69) se indicará porqué este análisis da estos resultados.

TABLA 1. Estimación de las Pescas de Equilibrio para la Población del Lenguado del Pacífico de la Región Sur del Cabo Spencer (I. F. C. Area 2)

Año	Pesca en miles de libras ($k_2F_t\overline{P}$)	Pesca por unidad de esfuerzo en libras por "skate" ($U = k_2\overline{P}$)	$\overline{P}$	P_0	$\triangle P$	$\overline{f(P)}$
1915	44,023	117.5	91,415			
1916	30,278	114.1	88,770	90,092	−14,082	16,196
1917	30,803	81.3	63,251	76,010	−10,542	20,261
1918	26,270	87.0	67,686	65,468	+ 195	26,465
1919	26,602	81.8	63,640	65,663	− 1,323	25,279
1920	32,358	83.6	65,041	64,340	− 2,100	30,258
1921	36,572	76.4	59,439	62,240	− 8,364	28,208
1922	30,482	62.1	48,314	53,876	− 7,663	22,819
1923	28,008	56.7	44,113	46,213	− 2,645	25,363
1924	26,155	55.3	43,023	43,568	− 2,101	24,054
1925	22,637	51.3	39,911	41,467	− 1,360	21,277
1926	24,711	51.7	40,223	40,107	− 974	23,737
1927	22,934	48.9	38,044	39,133	− 1,722	21,212
1928	25,416	47.3	36,799	37,411	− 3,530	21,886
1929	24,565	39.8	30,964	33,881	− 4,900	19,665
1930	21,387	34.7	26,997	28,981	+ 272	21,659
1931	21,627	40.5	31,509	29,253	+ 5,718	27,345
1932	21,988	49.4	38,433	34,971	+ 4,279	26,267
1933	22,530	51.5	40,067	39,250	+ 2,217	24,747
1934	22,638	55.1	42,868	41,467	+ 4,240	26,878
1935	22,817	62.4	48,547	45,707	− 311	22,506
1936	24,911	54.3	41,245	45,396	− 778	24,133
1937	26,024	60.4	46,991	44,618	+ 5,640	31,664
1938	24,975	68.8	53,526	50,258	+ 39	25,014
1939	27,354	60.5	47,069	50,297	− 2,372	24,982
1940	27,615	62.7	48,781	47,925	+ 233	27,848
1941	26,007	61.1	47,536	48,158	+ 622	26,629
1942	24,321	64.3	50,025	48,780	+ 4,707	29,028
1943	25,311	73.2	56,950	53,487	+ 7,819	33,130
1944	26,517	84.4	65,633	61,306	+ 2,840	29,357
1945	24,378	80.5	62,629	64,146	+ 39	24,417
1946	29,678	84.5	65,741	64,185	+ 2,100	31,778
1947	28,652	85.9	66,830	66,285		

la dirección general del gráfico de $\overline{f(P)}$ contra $\overline{P}$, podemos indicar la forma en que la pesca de equilibrio de esta población varía, en promedio, con respecto al tamaño de la población. Esto ha sido hecho en la Figura 2 donde los puntos pequeños y llenos representan los valores anuales de la Tabla 1. Los centros de las cruces representan los valores medios calculados para cada 10 unidades de U.

Es bastante obvio que la pesca de equilibrio aumenta, en promedio, hasta una pesca por unidad de esfuerzo de cerca de 80 libras por *skate*, por

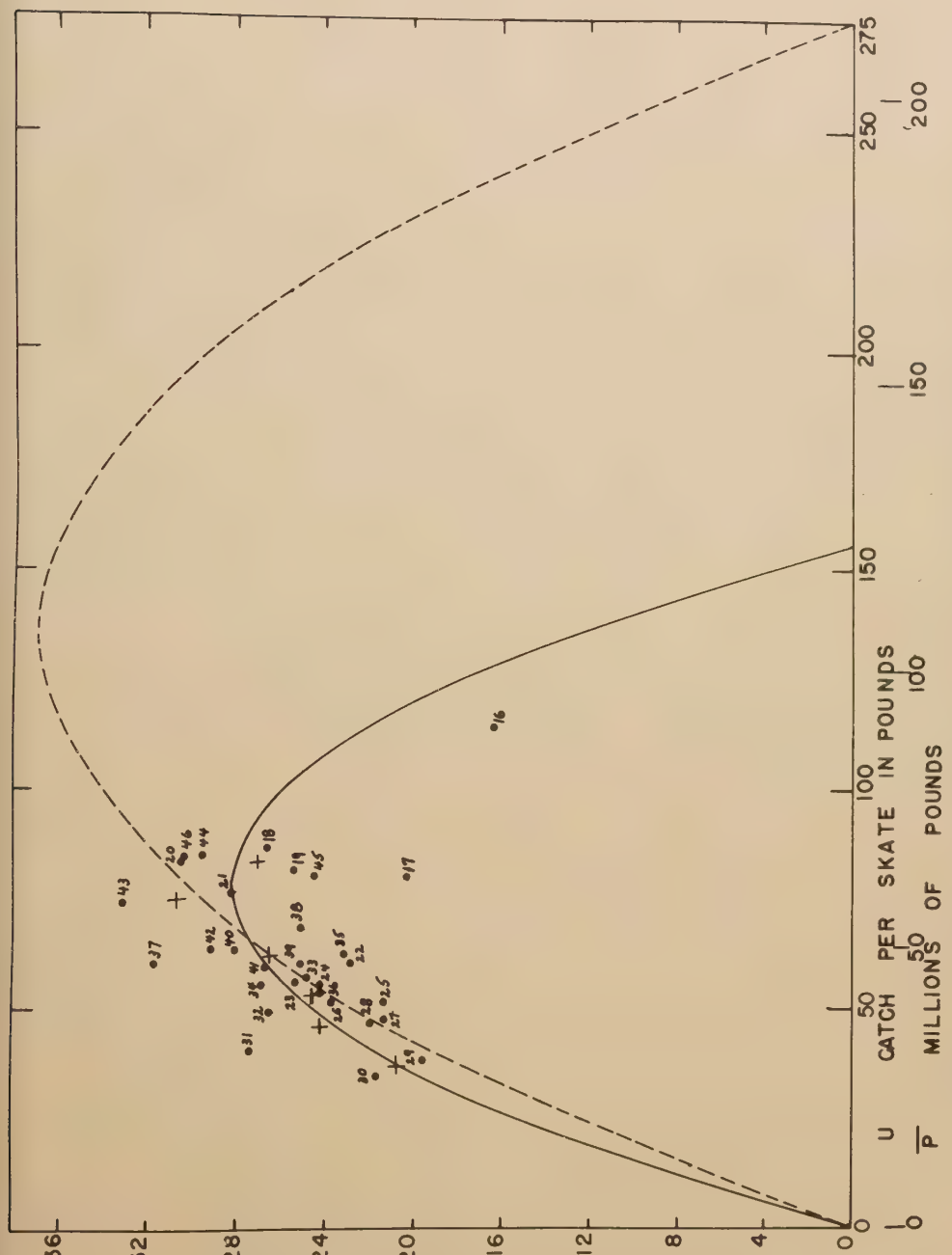


Figura 2. Relación entre población media y pesca de equilibrio estimada, lenguado del Pacífico al sur de Cabo Spencer.

lo menos, lo que corresponde a una población media de 62,000,000 de libras. No se dispone de datos sobre un nivel mayor de población (el punto singular de 1916, a 114 libras por *skate*, no se considera adecuado para ampliar la relación). Ciertamente, parece que, contrariamente a lo sustentado por Burkenroad (1951, 1953), esta población de lenguado fué disminuída por debajo de su punto de pesca máxima de equilibrio y que la restricción de pesca tuvo un efecto beneficioso en las pescas subsecuentes.

Es desafortunado el que no hayan disponibles datos de confianza sobre años anteriores cuando, presumiblemente, el *stock* era mayor, datos que nos capacitarían para estimar pescas de equilibrio correspondientes a valores de población más altos y de este modo encontrar a qué nivel ocurre el máximum. Para encontrar esto, parecería deseable que, de ser posible, se restringiese la pesca a fin de permitir que la población alcance niveles mayores.

Este ejemplo indica claramente la conveniencia de obtener datos estadísticos adecuados durante las primeras etapas de una pesquería, de tal modo que la pesca máxima de equilibrio pueda ser estimada por aproximación a partir de niveles que son muy altos para dar una pesca máxima de equilibrio. Porque, ya que la inmediata bonanza de la industria debe ser siempre considerada en la práctica de regular una pesquería, resulta difícil resubir el stock a un nivel mejor al del retorno máximo, por motivos de investigación, una vez que dicho nivel ha sido sobrepasado.

Hasta ahora, en el análisis de los datos sobre lenguado, no hemos especificado, salvo por las restricciones generales impuestas por (1), la forma de $f(P)$. A modo de ilustración metodológica, es de interés ver qué resultados se obtienen si especificamos que la curva sea la logística (página 61), de modo que

$$\overline{f(P)} = k_1 \overline{P}\,(L - \overline{P}) \text{ o,}$$

ya que, $\overline{P} = \dfrac{U}{k_2}$,

$$\overline{f(P)} = \frac{k_1}{k_2^2} U\,(L_u - U),$$

donde $L_u = k_2 L$

Ajustando una curva de esta forma a los valores medios (cruces) de la Figura 2 (con $\overline{P}$ y $\overline{f(P)}$ en miles de libras y U en libras por *skate*) y haciendo el ajuste por medio de los cuadrados mínimos, obtenemos.

$$\frac{k_1}{k_2^2} = 4.64 \qquad L_u = 156.1$$

Esta curva está representada gráficamente por la línea sólida de la Figura 2*. Se puede ver que ésta tiene un valor máximo de 28.25 millones de libras para la pesca de equilibrio cuando $k_2 P = 78.05$ libras por *skate*.

Por supuesto, esta curva se refiere sólo a los puntos que han servido para ajustarla, y, más allá de dichos puntos, puede diferir bastante de la curva que se obtendría si se tuvieran algunos valores de $\overline{f(P)}$ correspondien-

* Veáse nota al pie de la página 69.

tes a niveles de población más altos. La máxima población calculada, correspondiente a 156.1 libras por *skate*, es mucho menor que lo que indican los datos disponibles sobre pesca por *skate* para los primeros años de la pesquería. La Comisión Internacional de Pesquerías (Thompson y Bell 1934, tabla 1) indica que, según los pocos datos disponibles, en los primeros años de la primera decena del siglo XX la pesca por *skate* llegó a unas 270 o 280 libras. Esto, sin embargo, no es necesariamente inconsistente con nuestros resultados, ya que en los primeros días de la pesquería los pesqueros han podido operar sobre concentraciones locales de lenguado más abundantes que el promedio para toda el área de pesca de años posteriores. Thompson (1950, pág. 2) dice de los archivos sobre los cuales se basó para obtener estos valores: "Mi opinión, basada en mi experiencia, es que tales archivos indicaban una pesca por puesta mayor que la que hubieran indicado los actuales amplios métodos de colectar (estadísticas)."

Por otra parte, si asumimos que los datos para la primera decena del siglo XX son representativos de una población en condición casi completamente virgen, de tal modo que la población máxima soportable por el área corresponda a una pesca por *skate* de, digamos, 275 libras, podríamos, como antes, ajustar una logística a los puntos disponibles pero con la restricción adicional de que $L_u = 275$. Esto resulta en un valor de 1.95 para k_1/k_2^2. Esta curva está representada gráficamente por la línea interrumpida de la Figura 2. Se verá ahora que la pesca máxima de equilibrio estimada es de 36.9 millones de libras a un nivel de población al que corresponderían 137.5 libras por skate. Este resultado no es completamente irrazonable si se tiene en cuenta las pescas totales de 50 a 60 millones de libras por año que la pesquería obtuvo en el pico de su producción (Thompson y Bell, tabla 1).

A base de estos datos, parece no ser posible estimar con precisión el nivel de población que proporcione el rendimiento máximo de equilibrio. Sin embargo, podemos decir con alguna certeza que es por lo menos de alrededor de 62 millones de libras, que corresponden a una pesca por *skate* de alrededor de 80 libras y que a valores menores el stock es pescado en exceso. Esta conclusión limitada es, sin embargo, de muchísimo interés en vista de las actuales controversias sobre efecto de las regulaciones en el *stock* del lenguado.

---

* Ahora puede indicarse por qué el método de Thompson para determinar $1/k_2$ da un valor más alto que aquél obtenido de los datos de marcación. El asumió que la pesca de equilibrio correspondiente a los años de 1926 a 1933 fué una constante. En realidad no fué así. En promedio, las pescas para esta serie de años se desvían, de las pescas de equilibrio estimadas a base de la logística con las constantes indicadas, en una cantidad mayor que la que se desvía del promedio de $f(P)$ tomado del mismo período de tiempo. Tal como se puede observar a base de las fórmulas de Thompson de la página 20 de su estudio, esto da por resultado un valor más alto de su "K," que es como nuestra $1/k_2$.

Naturaleza del crecimiento de la cantidad de pesca

Puede esperarse también que la intensidad de pesca aumente o disminuya, con alguna regularidad, de acuerdo con factores económicos. En general, como en cualquier otro negocio, nuevas inversiones de capital y esfuerzo serán atraídos a la pesquería siempre que la ganancia esperada sea mayor o igual que la que ofrecen otras empresas en las que dichas inversiones podrían hacerse. En otras palabras, usando la teoría del factor "marginal," el costo de la última unidad de esfuerzo de pesca será, en general, igual al retorno que tal unidad produzca.

Bajo el sistema económico imperante en la mayor parte del mundo, para el cual el tipo de ley citado se aplica, mientras la pesquería es un buen negocio, botes y pescadores son atraídos por ella, aumentando así la tasa de pesca; lo cual, desde luego, resulta en una disminución de la población piscícola, en baja del retorno por cada unidad de esfuerzo y en disminución del atractivo para nuevas inversiones. Finalmente, conforme la pesquería crece, se alcanza un nivel de población en el cual el retorno por unidad de esfuerzo es tan bajo que el costo de la próxima unidad será mayor que el retorno que produzca. Si la población baja de este nivel, los barcos tendrán que abandonar la pesquería. Esto puede ser formulado

$$\frac{dF}{dt} = \psi(F, P - b) \qquad (10)$$

en la que ψ es positiva cuando $P > b$ y negativa cuando $P < b$, siendo F, como antes, el número de unidades de esfuerzo, y b el nivel crítico de la población en el cual mayores inversiones en la pesca no dan ganancia.

Para llegar a una función particular que describa el cambio de intensidad de pesca con el tamaño de la población, podemos considerar que el incentivo para nuevas inversiones es proporcional al retorno esperado, en tal caso tendremos una relación linear entre la tasa (en %) de cambio de la intensidad de pesca y la diferencia entre el nivel de la población y su valor crítico económico, b. Esta función será entonces.

$$\frac{dF}{dt} = k_3F(P - b) \qquad (11)$$

donde k_3 es constante.

Puede notarse que esta es la ley de crecimiento de poblaciones predadoras a la cual han arribado varios estudios de la relación predador-presa, por ejemplo Lotka (1925, pág. 88), Volterra y d'Ancona (1935).

Estabilización de una pesca no regulada

Las ecuaciones (3) y (10), tomadas simultáneamente describen la interacción simultánea de una población de peces, cuya ley de crecimiento es especificada por (1), y una "población" de pescadores, cuya ley de crecimiento es especificada por (10). Un modelo muy general de una pesquería

es dado entonces por las ecuaciones simultáneas

$$\left.\begin{aligned} \frac{dP}{dt} &= f(P) - P\,\phi\,(F) \\ \frac{dF}{dt} &= \psi\,(F, P - b) \end{aligned}\right\} \qquad (12)$$

Un caso especial e importante es el de una población de peces cuya ley de crecimiento es la logística y que es pescada bajo tales circunstancias económicas que la intensidad de pesca tiene la ley de crecimiento (11) y en la cual la tasa de pesca es proporcional al número de unidades de esfuerzo de pesca. En este caso, la interacción de peces y pescadores se describe por las ecuaciones simultáneas

$$\left.\begin{aligned} \frac{dP}{dt} &= k_1 P(L - P) - k_2 PF \\ \frac{dF}{dt} &= k_3 F(P - b) \end{aligned}\right\} \qquad (13)$$

Por razones discutidas anteriormente, se cree que este par de ecuaciones describen las leyes bajo las que opera una pesquería comercial con una suficiencia tal que las hacen útiles en un análisis de la dinámica de tal pesquería, y serán empleadas en investigar la naturaleza del desenvolvimiento de ella. Sin embargo, considerando el par de ecuaciones más generales (12), se pueden obtener ciertos resultados de importancia.

Como se señaló anteriormente, por la primera ecuación de (12) la población de peces y la correspondiente pesca de equilibrio pueden ser estabilizadas a cualquier nivel por medio de la regulación del volumen de pesca, ya que $\frac{dP}{dt} = O$ siempre que $f(P) = P\,\phi\,(F)$. Sin embargo, en una pesquería no regulada, el cambio en la intensidad de pesca será cero sólo al nivel $P = b$, de tal modo que el sistema puede estar solo en equilibrio naturalmente al nivel $P = b$. Si el sistema es tal que de todos modos va a alcanzar un equilibrio estable, lo alcanzará por sí mismo, en ausencia de regulación, al nivel económicamente crítico en que $P = b$.

Esto tiene implicaciones de importancia para la administración pesquera:

(1) Si b está por encima del valor de P para el cual $f(P)$ es un máximo, la intensidad de la pesca dejará de aumentar a un nivel de población piscícola mayor que aquel para el cual la pesca máxima de equilibrio podría ser obtenida. En este caso la regulación de la pesquería no puede aumentar el rendimiento promedio.

(2) Si b está por debajo del valor de P para el cual $f(P)$ es un máximo, será posible aumentar la pesca de equilibrio por medio de la limitación en el volumen de pesca, y, si se dispone de suficiente información, establecer la tasa de pesca que conduzca a una población piscícola que dé una pesca máxima de equilibrio.

Es de notarse que el sistema definido por las ecuaciones simultáneas (13), que parece describir realísticamente las pesquerías marinas comerciales existentes, es tal que estabilizará por sí mismo cuando $P = b$ y $F = \frac{k_1}{k_2}(L - b)$. Se mostrará luego (pág. 73) que éste es un punto de equilibrio estable. La *forma* como se alcanza la estabilidad también será discutida.

Curso del desarrollo de una pesquería no regulada y modo como alcanza un equilibrio estable

Para nuestro entendimiento de las pesquerías, es de considerable importancia el investigar el modo como la población piscícola y el volumen de la pesca reaccionan entre ellos en el curso del desarrollo de la pesquería. Podemos tomar las ecuaciones diferenciales (13) e investigar la naturaleza de sus soluciones. Las condiciones iniciales, cuando la pesquería comienza, son que P sea igual a L y que F sea pequeño.

Parece que no hay una solución formal de estas ecuaciones si se da P y F como funciones de tiempo. Sin embargo, es posible obtener soluciones aproximadas por medio de procedimientos numéricos. Será, sin embargo, de provecho examinar antes algunas de las propiedades generales de las soluciones.

Dividiendo, en (13), la primera ecuación por la segunda, podemos obtener una ecuación en P y F.

$$\frac{dP}{dF} = \frac{k_1P(L - P) - k_2PF}{k_3F(P - b)} \qquad (14)$$

Esta ecuación no tiene, hasta donde puedo afirmar, una solución formal. La naturaleza general de su solución, sin embargo, puede ser investigada. Puede verse que hay una serie de tangentes horizontales, $\frac{dP}{dF} = O$, cuando

$$k_1(L - P) = k_2F, \text{ o } F = \frac{k_1}{k_2}(L - P), \quad P \neq b$$

que hay una serie de tangentes verticales, $dF/dP = 0$

cuando $P = b$, $F \neq \frac{k_1}{k_2}(L - b)$

Hay un punto singular $F = \frac{k_1}{k_2}(L - b), P = b$

Además se puede ver que

cuando $P > b$ y $F > \frac{k_1}{k_2}(L - P)$ $\quad \frac{dP}{dF}$ es negativa

cuando $P > b$ y $F < \frac{k_1}{k_2}(L - P)$ $\quad \frac{dP}{dF}$ es positiva

cuando $P < b$ y $F > \frac{k_1}{k_2}(L - P)$ $\quad \frac{dP}{dF}$ es positiva

cuando $P < b$ y $F < \frac{k_1}{k_2}(L - P)$ $\quad \frac{dP}{dF}$ es negativa

De esto se puede ver que (14) podría representar una familia, ya sea de

curvas cerradas o de espirales, alrededor del punto singular. Las correspondientes soluciones de (13) para P y F como funciones de t son, en el primer caso, una función oscilatoria no amortiguada y en el segundo una función oscilatoria amortiguada en las que, en el límite, P se aproxima a $P = b$ y F a $F = \frac{k_1}{k_2}(L - b)$. En el último caso, el punto singular de (14) es un punto de equilibrio estable, en el anterior no.

Podemos examinar como se desarrolla la solución de (14) en la vecindad del punto singular para determinar cuál de los dos casos anteriores puede ocurrir.

Lotka (1923) ha investigado un par de ecuaciones más generales las cuales incluyen las nuestras como un caso especial. Ha mostrado que si cierto discriminante es menor, igual o mayor que cero, la solución es una espiral hacia adentro y hacia el punto singular una familia de curvas cerradas, o una espiral hacia afuera. (Dadas las condiciones físicas, la ultima solución es desde luego imposible en neustro caso). Para nuestras ecuaciones, el valor "R" del discriminante de Lotka es

$$R = \frac{-\frac{1}{2}(k_2 b)^{\frac{1}{2}} \left[\frac{k_1 k_3}{k_2}(L - b)\right]^{-\frac{1}{2}}}{\frac{k_1}{k_2}(L - P)}$$

ya que $(L - b)$ y $(L - P)$ son siempre positivos en nuestro caso, R es siempre menor que cero.

De acuerdo con el análisis de Lotka entonces, la solución será una espiral hacia adentro y hacia el punto singular. La solución está diagramada en la Figura 3.

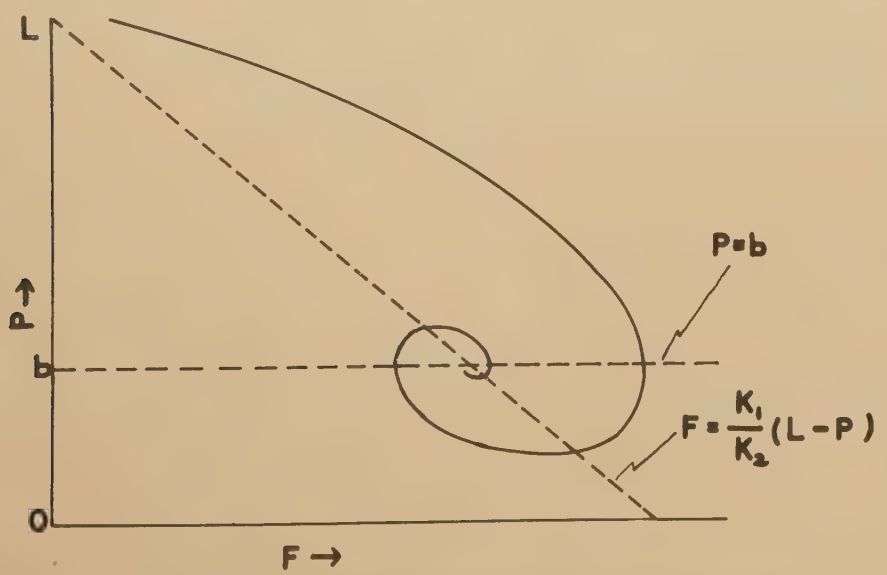


Figura 3. Solución de la ecuación (14), según el análisis de Lotka.

Según esto parece que, en general, P, la población piscícola, tomada como una función del tiempo, se conduce como una función oscilatoria amortiguada fluctuando por encima y por debajo de $P = b$, siendo la amplitud de las fluctuaciones cada vez menor. De modo similar, F, el volumen del esfuerzo de pesca, sigue una función similar, acercándose, en el límite, a $F = \frac{k_1}{k_2}(L - b)$. El punto singular es un punto de equilibrio estable. Es el punto hacia el cual tienden a acercarse F y P y es el único en el cual una pesquería no regulada permanecerá en equilibrio natural.

De paso, podemos notar que la línea de tangentes horizontales $F = \frac{k_1}{k_2}(L - P)$ constituye el locus de los valores de F y P que corresponden a la condición de equilibrio, esto es que, si, por medio de la reglamentación, F se mantiene constante a un valor dado el correspondiente valor de P caerá en esta línea, cuando la pesca y la tasa natural de incremento estén en equilibrio.

La naturaleza general de la solución de (13) puede también ser investigada en una forma más directa. Si diferenciamos la primera ecuación y la sustituimos en la segunda, obtenemos una ecuación diferencial de segundo grado en P solamente:

$$\frac{d^2P}{dt^2} - \frac{1}{P}\left(\frac{dP}{dt}\right)^2 + \left[k_1P - k_3(P - b)\right]\frac{dP}{dt} + k_1k_3P(P - b)(L - P) = O \quad \text{..(15)}$$

Esta ecuación, a mi entender, no puede ser resuelta formalmente. Sin embargo, podemos investigar la solución en la vecindad del punto singular de (14). Tomando un nuevo origen en b, como resultado de tomar $P = N + b$, obtenemos

$$\frac{d^2N}{dt^2} = \frac{1}{N+b}\left(\frac{dN}{dt}\right)^2 - (k_1 - k_3)N\frac{dN}{dt} - k_1b\frac{dN}{dt}$$
$$- k_1k_3\left[(L - b)bN + (L - 2b)N^2 - N^3\right] \quad \text{.....(16)}$$

Cerca del origen, esto es, para valores bien pequeños de N, podemos despreciar todos los términos de la segunda y tercera potencias, y si, además, se acepta también que $\frac{dN}{dt}$ es pequeño en la vecindad del punto singular de (14). Obtenemos:

$$\frac{d^2N}{dt^2} \cong - k_1b\frac{dN}{dt} - k_1k_3b(L - b)N \quad \text{.....(17)}$$

ó

$$\frac{d^2N}{dt^2} + k_1b\frac{dN}{dt} + k_1k_3b(L - b)N \cong O \quad \text{.....(18)}$$

que es una ecuación linear homogénea con coeficientes constantes. Las raíces de la ecuación característica son

$$\frac{-k_1b \pm \sqrt{k_1^2b^2 - 4k_1k_3(L - b)b}}{2} \quad \text{.....(19)}$$

La forma de la solución dependerá de que las raíces sean reales o complejas, esto es, de que el término bajo el radical sea positivo o negativo.

Si las raíces son complejas, la solución será de la forma

$$N = e^{\frac{-k_1 bt}{2}} \left(C_1 \cos \frac{a}{2} t + C_2 \sin \frac{a}{2} t \right) \quad \text{.....(20)}$$

donde $a = \sqrt{4k_1k_3b(L-b) - k_1^2b^2}$ y C_1, C_2 son constantes de integración. Esta solución es, por supuesto, una harmónica amortiguada. Conforme $t \to \infty$, $N \to O$, acercándose al límite con oscilaciones por arriba y por debajo de $N = 0$. Esta solución es de la misma clase que la obtenida por el análisis de Lotka.

Por otra parte, si las raíces son reales la solución será de la forma

$$N = C_1 e^{-\left(\frac{k_1 b}{2} + \frac{a}{2}\right)t} + C_2 e^{-\left(\frac{k_1 b}{2} - \frac{a}{2}\right)t} \quad \text{.....(21)}$$

donde $a = \sqrt{k_1^2b^2 - 4k_1k_3b(L - b)}$

Aquí, mientras $t \to \infty$, $N \to O$, de tal modo que el origen es un punto de estabilidad pero al cual, en este caso, se aproxima sólo desde una dirección, la condición de equilibrio es alcanzada suavemente sin oscilaciones.

El que la solución sea oscilatoria o no depende de que

$$k_1^2b^2 \begin{matrix} < \\ = \\ > \end{matrix} 4k_1k_3b(L - b)$$

ó

$$k_1 \begin{matrix} < \\ = \\ > \end{matrix} 4k_3 \frac{(L - b)}{b} \quad \text{.....(22)}$$

En el caso de raíces reales, en el que la aproximación al punto de equilibrio estable se hace sólo por un lado, P es siempre mayor que b, y, correspondientemente, F es siempre mayor que $\frac{k_1}{k_2}(L - P)$. Así, la relación resultante entre F y P, que es una solución de (14), es, en este caso, no una espiral sino una curva siempre en los lados positivos de las líneas de tangentes horizontales y verticales y que termina en el límite en el punto singular.

Estas consideraciones nos dicen algo acerca de la naturaleza general de las soluciones y su comportamiento cerca del punto de equilibrio estable. A fin de averiguar, con más detalle, los cambios en la población, volumen de pesca, y pesca, hay que recurrir a métodos de aproximación para resolver las ecuaciones (13). Hemos usado el método de Lord Kelvin, según la descripción de Willers (1948, pág. 394 et seq.) para obtener una solución gráfica de la ecuación (15) y la correspondiente ecuación de F en función de t. Se han computado soluciones de la ecuación (18) en dos ejemplos, uno con raíces complejas y el otro con raíces reales.

Hemos tomado para el primer ejemplo

$$k_1 = k_3 \qquad b = 0.3L$$

condiciones iniciales, $P = L$ $\qquad F = 0.1$

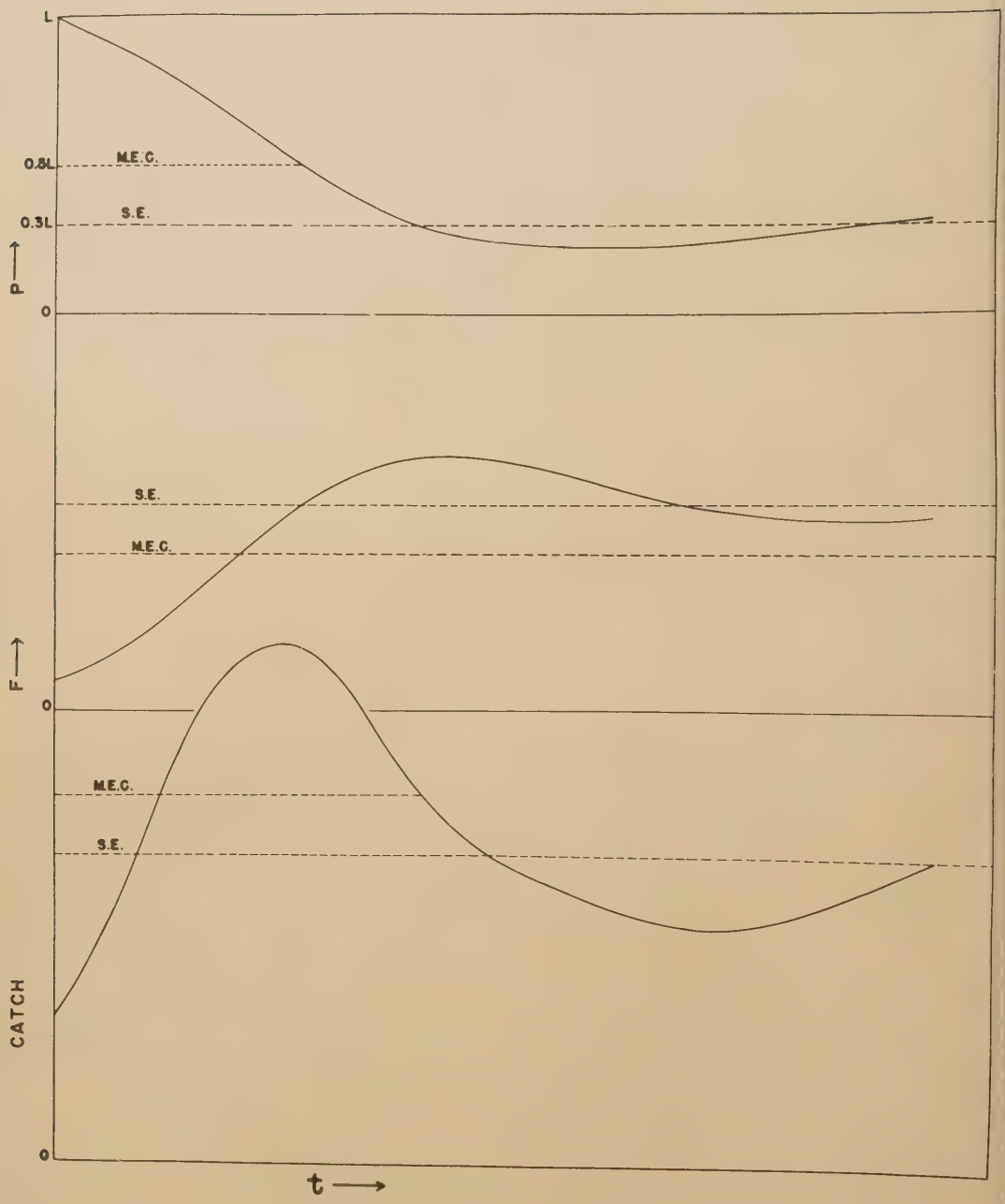


Figura 4. Solución de las ecuaciones (13) para $k_1 = k_3$, $b = 0.3L$. (S.E. indica el nivel de equilibrio estable. M.E.C. indica el nivel de pesca máxima de equilibrio).

La solución resultante, usando el método de aproximación citado y mostrando F y P como funciones de t, es representada gráficamente en Figura 4. Se puede ver que la población piscícola y la intensidad de pesca se acercan a la condición de equilibrio estable en una serie de oscilaciones amortiguadas. La pesca, que es proporcional al producto de F y P,también oscila alrededor de un punto de equilibrio estable tal como puede verse en el gráfico de pesca de la misma figura. Es interesante notar que en la primera parte de la primera oscilación la pesca se levanta muy por encima de su posición final de equilibrio estable y también por encima del nivel de pesca máxima de equilibrio el cual también está indicado en la figura. La relación entre F y P, para los valores de esta variable calculados para este ejemplo, es graficada en la Figura 5. Se puede ver que, tal como fué deducido, es una espiral hacia adentro y hacia el punto singular de equilibrio estable.

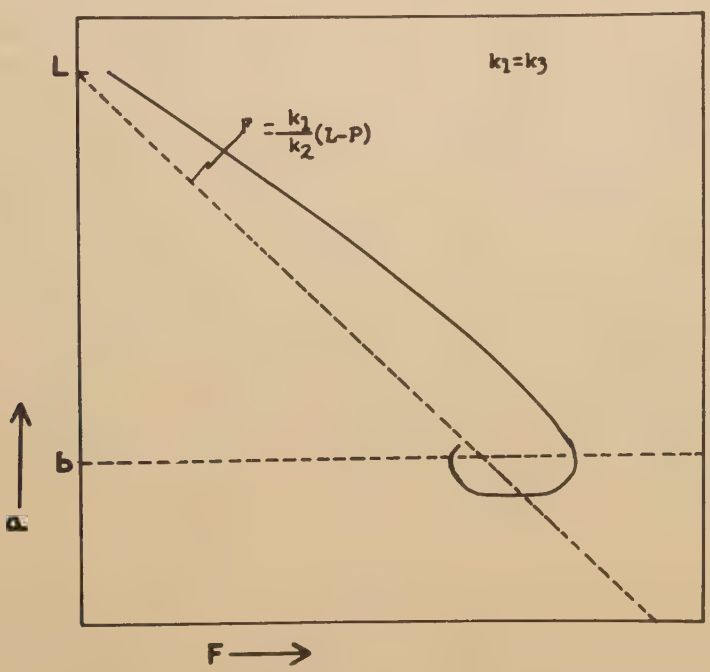


Figura 5. Solución de las ecuaciones (13) para $k_1 = k_3$, $b = 0.3L$.

Para el segundo ejemplo, en el cual las raíces de la ecuación (18) son reales, hemos tomado

$$k_1 = 15k_3 \qquad b = 0.3L$$

condiciones iniciales, $P = L$ $\qquad F = 0.1$

La solución resultante, trazada con el método de aproximación citado, que muestra F y P como funciones de t, está graficada en la Figura 6. En este

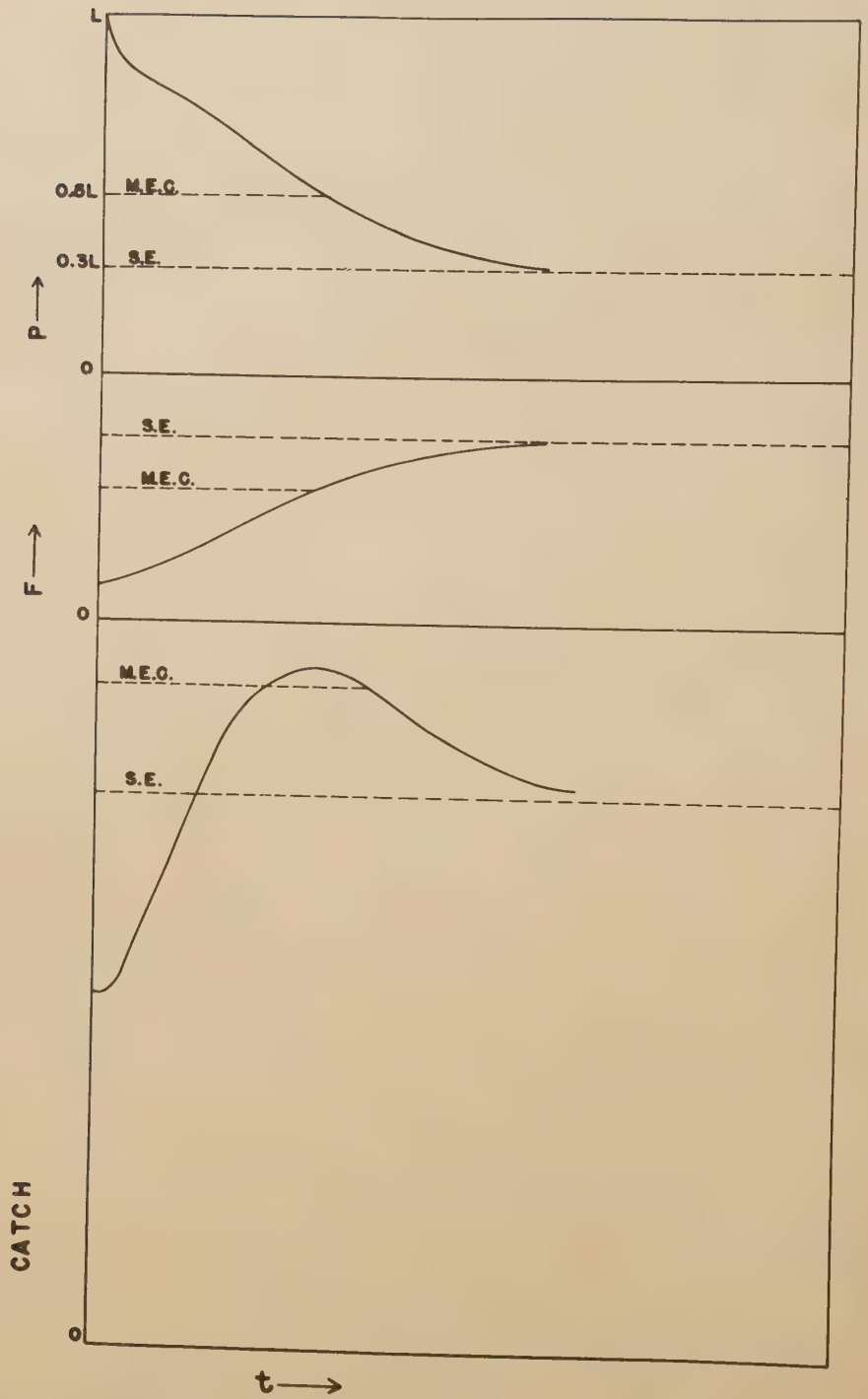


Figura 6. Solución de las ecuaciones (13) para $k_1 = 15k_3$, $b = 0.3L$. (S.E. indica el nivel de equilibrio estable. M.E.C. indica el nivel de pesca máxima de equilibrio).

caso, como esperábamos, F y P se acercan asimptóticamente a la condición de equilibrio estable solamente por un lado. La curva de pesca, sin embargo, se levanta muy por encima del nivel de estabilización final (y también un tanto por encima del nivel de pesca máxima de equilibrio) luego se acerca asimptóticamente a éste por encima.

Finalmente, para este segundo ejemplo, la relación entre F y P es presentada gráficamente en la Figura 7 y tiene la forma esperada según consideraciones generales.

Es de algún interés anotar que Volterra y D'Ancona (1935, págs. 44-45) indicaron, en forma de un teorema aplicado a un sistema de ecuaciones que incluye las nuestras como un caso especial, que se encontrarían estos dos tipos de soluciones.

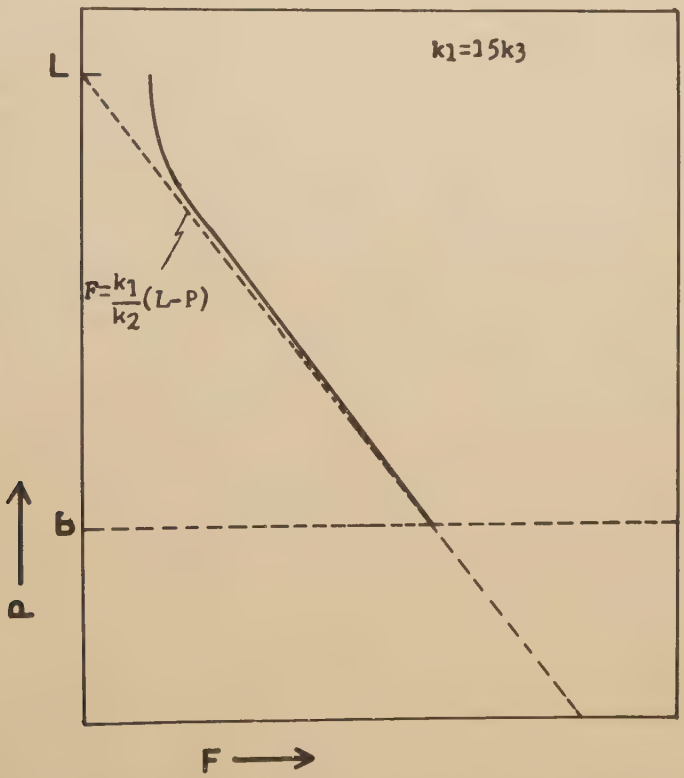


Figura 7. Solución de las ecuaciones (13) para $k_1 = 15k_3$, $b = 0.3L$.

Dos conclusiones importantes para la administración de pesquerías se desprenden de este análisis si es que el modelo matemático (13) representa bastante bien una pesquería comercial:

1) Fluctuaciones mayores en la población piscícola y en la pesca pueden producirse por la interacción de las fuerzas de crecimiento de la po-

blación piscícola y crecimiento de la intensidad de pesca, siendo otras condiciones constantes.

2) Durante el desarrollo de una pesquería, se espera que, en el proceso de reducir el stock de peces a partir de una condición virgen, la pesca se levantará durante un tiempo corto muy por encima del nivel al cual alcanzará equilibrio estable natural y también por encima de la pesca máxima de equilibrio. La tarea que los conservacionistas se han impuesto a sí mismo algunas veces: restaurar una pesquería a los más altos niveles históricos de producción, es, en este caso, inalcanzable como carácter permanente.

Ejemplos tomados de las pesquerías comerciales

Es de interés ver hasta que grado se ajusta nuestro modelo a los datos de algunas pesquerías comerciales. La mejor forma de ver esto es, tal vez, presentando los datos de algunas pesquerías bien documentadas en la forma de la Figura 5 (ó 7), esto es, graficando la intensidad de pesca contra los correspondientes valores observados de la población. Es más conveniente graficar U que $\overline{P}$, ya que $U = k_2\overline{P}$, y U es el dato que se obtiene directamente de las estadísticas de la pesquería. Esta forma tiene la ventaja adicional de que el producto ordenada-absisa en cualquier punto de la línea de valores $\frac{dU}{dt} = O$ [esto es, la línea $F_t = \frac{k_1}{k_2^2}(L_u - U)$ que es equivalente a $F_t = \frac{k_1}{k_2}(L - \overline{P})$], línea que llamaremos la línea de condiciones de equilibrio, es la pesca de equilibrio.

Se ha notado previamente, según nuestra teoría, ciertas propiedades de esta clase de diagramas que se recordarán de nuevo. Cuando $\frac{dU}{dt}$ es negativa, esto es, cuando la población está declinando, la pesca siendo mayor que la pesca de equilibrio, los valores F_t, U caerán a la derecha de la línea de condiciones de equilibrio. Respectivamente cuando $\frac{dU}{dt}$ es positiva, esto es, cuando la población está creciendo debido a que la pesca es menor que la pesca de equilibrio, los valores, F_t, U caerán a la izquierda de la línea de condiciones de equilibrio. Esta propiedad, así como también la ecuación de la línea de condiciones de equilibrio, depende *solamente* de la primera ecuación (13) y es completamente independiente de la segunda ecuación. Hasta donde la primera ecuación (13) describe correctamente la tasa de aumento natural y la pesca, la línea de condiciones de equilibrio queda determinada, y las propiedades mencionadas persisten independientemente del modo de variar de F_t con respecto a $\overline{P}$ y t. Los puntos F_t, U caerán a la derecha o a la izquierda de la línea según sea la pesca mayor o menor que la pesca de equilibrio para el valor particular de $\overline{P}$.

Si, además, la segunda ecuación de (13) es verdadera, los sucesivos valores de F_t, U formarán una curva correspondiente a una de las soluciones

simultáneas del par de ecuaciones, como se ha indicado arriba. Debe anotarse aquí que hemos supuesto que el nivel económicamente crítico es constante. Se puede esperar que esto sea cierto solamente por un período de tiempo relativamente limitado, ya que será influenciado por el desarrollo técnico así como también por el ciclo general de los negocios.

Podemos esperar que los datos de las pesquerías comerciales correspondan a las propiedades del modelo si las suposiciones en que el modelo se basa están razonablemente de acuerdo con la pesquería. La suposición básica principal fué que el crecimiento de la población piscícola es una función del tamaño de la población y no está, por consiguiente, sujeto a variaciones importantes debidas a otras causas. Si existen otras causas que influencian el crecimiento de la población piscícola, tal como variaciones en el ambiente, las cuales dan lugar a variaciones en el crecimiento de la población, variaciones grandes en comparación con las debidas sólo al tamaño, debemos esperar que nuestro gráfico de F_t, U tenga una forma diferente. En tal caso tendríamos grandes cambios de tamaño de población en cualquier dirección independientemente de cambios precedentes en el volumen de pesca. Como resultado, el aumento o disminución en la población formarán una secuencia muy poco ordenada, excepto, tal vez, cuando estos cambios se relacionen con fenómenos cíclicos, y tendrán poca relación con la situación de la línea de condiciones de equilibrio.

Lenguado del Pacífico

Podemos considerar primero la pesquería de lenguado del Pacífico en las áreas del Sur que fué objeto de un ejemplo anterior (pág. 65). Thompson (1950, tabla 2) da valores de F_t y U de esta pesquería desde 1916 hasta 1947. Hasta 1931 la pesquería operó esencialmente sin reglamentaciones sobre la pesca o la intensidad de ésta, de tal modo que la población de lenguado y la intensidad de pesca quedaron en libertad para interactuar de acuerdo a leyes naturales y económicas. Después de 1931, la pesquería fué regulada por medio de cuotas limitadas para la pesca con el objeto de hacer que la población de lenguado se recupere.

Si se examina la Figura 2 de Thompson y Bell (1934), la cual describe esta pesquería hasta el tiempo de la regulación, se observará cuan similar es la curva de desembarcos a nuestra curva teórica de la Figura 4, así como también la similaridad general de las curvas de intensidad de pesca y de población piscícola, las cuales, sin embargo, se refieren sólo a un período posterior a aquel en que se alcanzó el pico de la pesca.

En nuestra Figura 8 se han graficado valores de F_t, U correspondientes a años sucesivos tomados de la Tabla 2 de Thompson (1950). También se ha dibujado la línea de condiciones de equilibrio usando los valores de las constantes estimadas en nuestro análisis previo, (pág. 68) $\frac{k_1}{k_2^2} = 4.64$, $L_u = 156.1$.

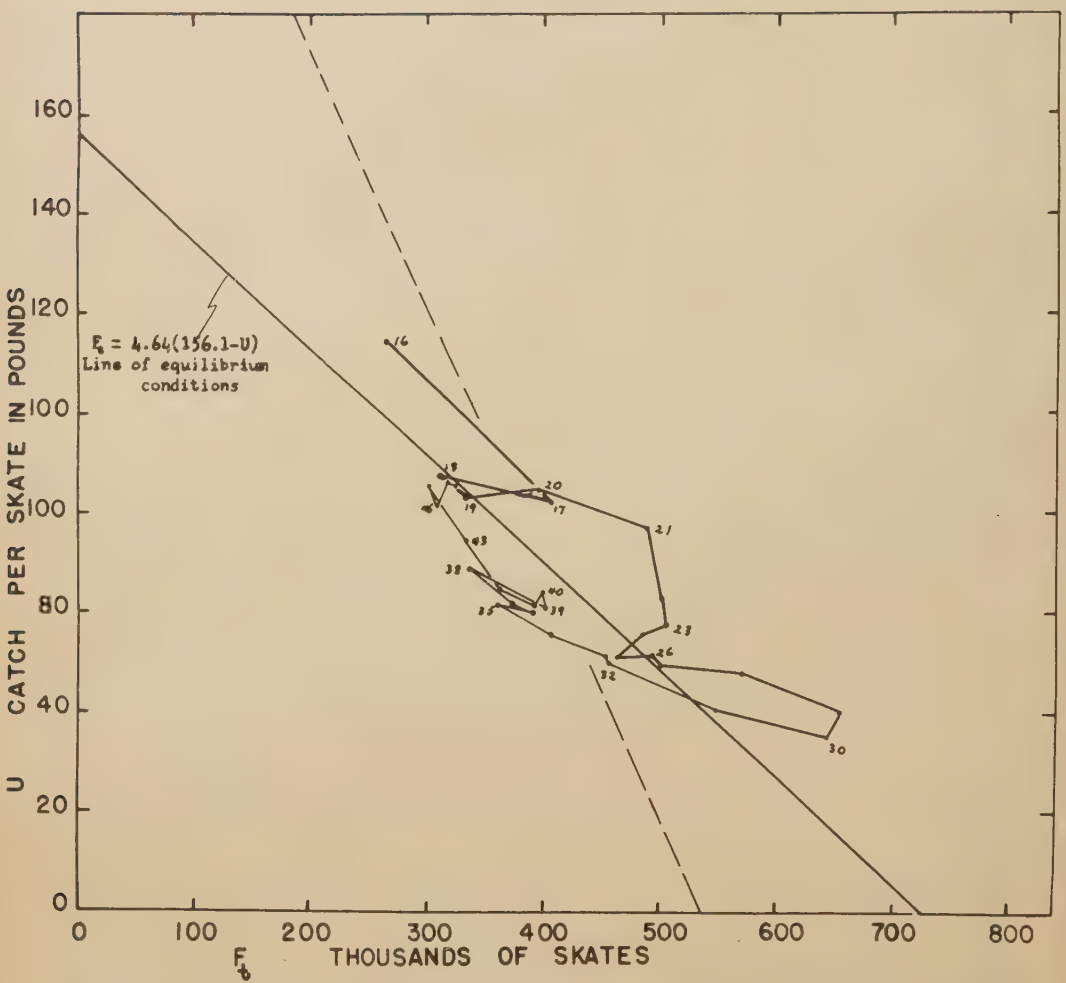


Figura 8. Relación entre la intensidad de pesca y la población media, lenguado del Pacífico al sur de Cabo Spencer.

Se puede ver que el cuadro no es inconsistente con la teoría. Desde 1916 hasta 1930, la población estuvo disminuyendo y los puntos del gráfico quedan en general a la derecha de la línea de condiciones de equilibrio. Puede ser que, para 1930, la población cayera debajo del nivel económicamente crítico y la intensidad de la pesca comenzara, en consecuencia, a declinar; sin embargo, como la regulación de la pesquería comenzó en 1931, no podemos decir mucho a este respecto. Desde 1932 hasta 1947, período en que la población se estaba reponiendo, los puntos del gráfico permanecen a la izquierda de la línea de condiciones de equilibrio, acercándose mucho a ésta en los últimos años de la serie cuando la pesquería comenzaba a estabilizarse bajo la regulación. Esto corresponde exactamente a lo que se esperaría de las condiciones teóricas discutidas anteriormente.

También hemos graficado en este diagrama, en líneas delgadas interrumpidas, la línea de condiciones de equilibrio correspondiente a la logística de la población piscícola con una asimptota superior en $L_u = 275$, la cual, se recordará, se obtuvo de los datos de la pesquería si se especificaba que la curva pasase por este valor para $\overline{P} = L$. Se puede ver que, al emplear esta línea, los puntos graficados no forman una figura razonable de acuerdo a la teoría. Parece pues que lo más probable sea que la curva de crecimiento de la población con $L_u = 156.1$ corresponde mejor a la realidad. Si esta línea de condiciones de equilibrio es válida para esta población de lenguado, la pesca máxima de equilibrio es 28.2 millones de libras con una intensidad de pesca estabilizada de 362 miles de *skates*. Sin embargo, como se indicó anteriormente, esta estimación puede no ser correcta debido a la falta de datos de la población a niveles más altos.

Sardina de California (Pilchard del Pacífico)

La pesquería de la Sardina de California, o Pilchard del Pacífico, ha sido objeto de mucho estudio, y de algunas notables diferencias de opinión, durante el curso de su crecimiento y subsecuente declinación. Puede ser instructivo ver qué clase de resultados se obtienen si se consideran las estadísticas de población de esta pesquería a la luz de la teoría aquí desarrollada. En vista de la opinión ampliamente sustentada de que los cambios mayores en la población de la sardina han sido debidos a variaciones en las condiciones ambientales, esto es, desde luego, un intento audaz. En nuestro tratamiento, la variación debida al ambiente es tratada como una variable al azar, independiente de P.

Se dispone de estadísticas de la pesca total a lo largo de la costa del Pacífico desde los primeros días de la pesquería (Schaefer, Sette y Marr 1951, Clark 1952), pero los datos sobre la pesca por unidad de esfuerzo son disponibles sólo desde la temporada 1932-33. El período cubierto por datos sobre abundancia comienza, tal como puede verse en la Figura 1 de Schaefer, Sette y Marr, después de que la pesquería estuvo bien avanzada en su desenvolvimiento, pero todavía considerablemente antes del pico de la pesca total. A este respecto, el período para el cual hay datos comienza cuando la pesquería es "más joven" que el correspondiente punto inicial para los datos del lenguado del Pacífico.

Las cifras del total de pesca en la costa del Pacífico se tomaron de la Tabla 1 de Clark (1952). Las de abundancia (Pesca por bote-mes en California referida a la base del año 1941) fueron tomadas de la Tabla 3 de Clark y Daugherty (1952). La pesca total dividida por la pesca por botemes da la intensidad aparente de la pesquería en términos de los botes-meses de California.

A fin de convertir los valores de abundancia, U, en valores de $\overline{P}$ necesitamos evaluar la constante $1/k_2$ en (9). Para hacerlo, nos hemos referido a los resultados de los experimentos de marcación en California desde 1936 a 1943 de los cuales resulta que el promedio de la tasa de mortalidad anual por pesca, durante el período mencionado, fué de cerca de 43 por ciento

(Clark y Jensen 1945) para la pesquería californiana. Usando el promedio de la intensidad de pesca en California, tal como es dada por Clark y Daugherty (1952), durante el mismo período hemos obtenido $1/k_2 = 2.197 \times 10^3$ (para U en toneladas por bote-mes y $\overline{P}$ en toneladas). Procediendo como antes (pág. 65) estimamos entonces la pesca de equilibrio para cada temporada desde la de 1934-35 hasta la de 1949-50. Ajustando una curva de la forma $\overline{f(P)} = \frac{k_1}{k_2^2} U(L_u - U)$ a los datos resultantes y empleando un criterio de cuadrados mínimos (la curva fué ajustada a los puntos de cada temporada y no a los promedios de varias de ellas como en el lenguado), Figura 9, obtenemos

$$\overline{f(P)} = 1.253\ U\ (1385 - U)$$

donde U es en toneladas por bote-mes y $\overline{f(P)}$ en miles de toneladas.

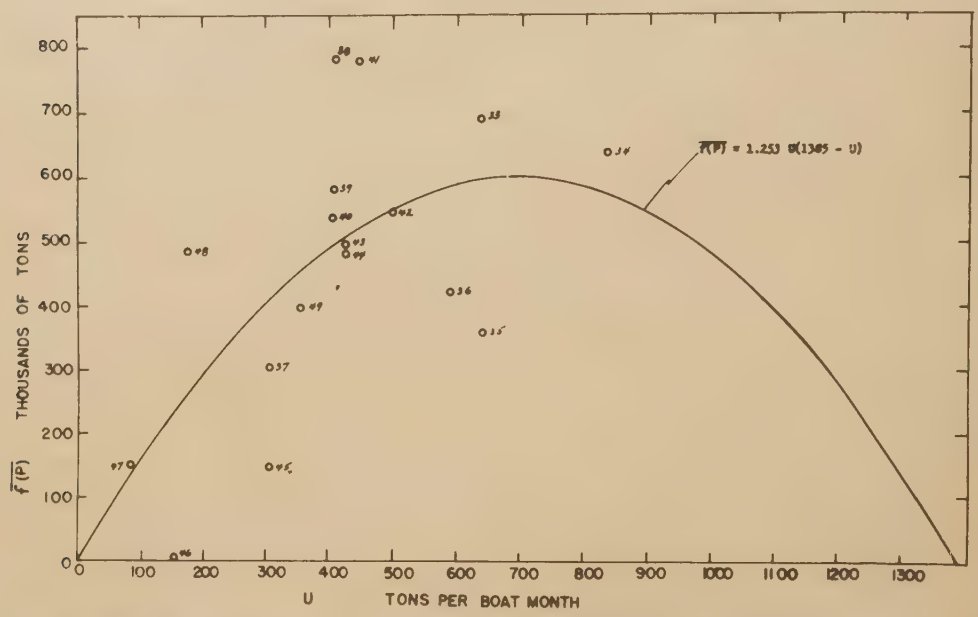


Figura 9. Relación entre la población media y la pesca de equilibrio estimada, sardina de California.

En la Figura 10 hemos graficado valores sucesivos de F_t, U para cada temporada, siendo los puntos indicados por medio del primer año de la pareja de años de cada temporada. También hemos dibujado la línea estimada de las condiciones de equilibrio

$$F_t = 1.253\ (1385 - U)$$

Se puede percibir que los principales rasgos de los cambios en población durante esta serie de años están de acuerdo con lo que se esperaría si dichos cambios fueran determinados por la cantidad de pesca, pero que también hay algunas aberraciones notables entre 1938 y 1942 atribuibles a otras causas.

Durante los dos primeros años de esta serie, la población crece, siendo las pescas menores que la pesca de equilibrio. Esto es sin duda resultado de la reducción de los desembarques, y, en consecuencia, probablemente del esfuerzo de pesca también, durante los años inmediatamente precedentes, como un resultado de la depresión económica (ver Figuras 1 y 6 de Schaefer, Sette y Marr). En otras palabras, parece que temporalmente hubo un nivel económicamente crítico alrededor de 600 toneladas por bote-mes. Desde 1934 hasta 1937, la población declinó, estando la declinación asociada con pescas por encima de las pescas de equilibrio para los tamaños de población correspondientes. Desde 1938 hasta 1942, el cuadro es un tanto confuso. Durante este período sucedieron dos cosas que podrían ser responsables por gran parte de esta confusión: (1) Entraron a la pesquería extraordinariamente buenas clases anuales procedentes de los desoves de 1938 y 1939 (Clark 1952, Clark y Daugherty, 1952), de tal modo que el crecimiento de la población fué mayor que el que se esperaría de la relación promedio entre el tamaño de la población y el crecimiento de la misma. (2) La pesquería fué afectada por algunas restricciones y disturbios al comienzo de la guerra. De 1942 a 1947, la población está de nuevo declinando firmemente con la pesca por encima de la pesca de equilibrio. De 1947 a 1949, la pesca queda por debajo de la pesca de equilibrio y la población está crecien-

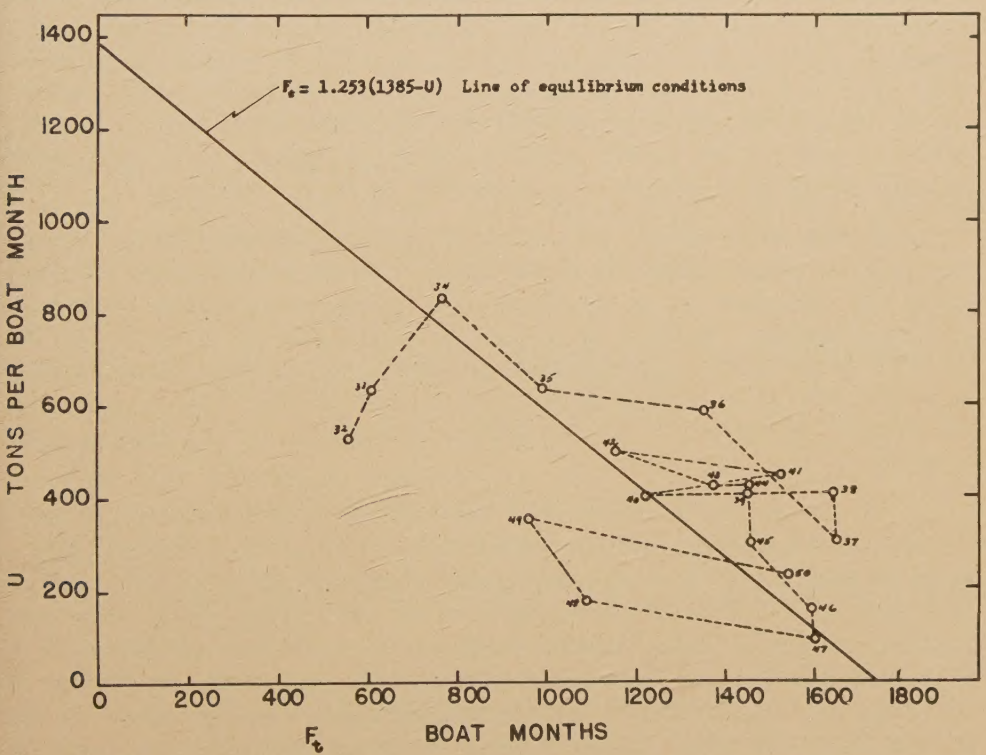


Figura 10. Relación entre la intensidad de pesca y la población media, sardina de California.

do. En 1950 la población muestra de nuevo alguna declinación, la cual está asociada con una pesca por encima del valor de equilibrio. De esto aparecería que puede haber un nivel económicamente crítico alrededor de las 150 toneladas por bote-mes, que si se deja que la pesquería se estabilice por sí misma tendería a fluctuar alrededor del tamaño correspondiente de la población, en el cual la pesca de equilibrio es, en promedio, cerca de 232 mil toneladas por año.

El cuadro de cambios en la población de la sardina, entonces, para el período durante el cual se dispone de datos, parece en general consistente con la hipótesis de que una de las mayores causas de los cambios ha sido los cambios asociados con la intensidad de pesca. Si la línea de condiciones de equilibrio estimada es correcta para esta población, el promedio de la pesca máxima de equilibrio será alrededor de 601 mil toneladas a un nivel de población correspondiente a 692 toneladas por bote-mes (Una población media de cerca de 1,520,000 toneladas), con una intensidad de pesca estabilizada de 868 botes-meses por año.

Los ejemplos que anteceden ilustran la forma como la teoría aquí desarrollada puede ser empleada para hacer estimaciones concernientes a la condición de una pesquería marina comercial. Los ejemplos empleados, aunque tal vez sean de los que más completa información ofrecen a este propósito, dejan algo que desear. Particularmente, en ambos ejemplos, se tiene ninguno o muy pocos datos acerca de la intensidad de pesca y abundancia durante los primeros períodos del desenvolvimiento de la pesquería, mucho antes que las pescas máximas sean alcanzadas. La estimación ganaría mucho en precisión si se dispusiese de tal información.

Podemos poner énfasis, por consiguiente, en la conveniencia de obtener detallada información sobre la pesca total y la pesca por unidad de esfuerzo desde tan temprano en el desenvolvimiento de una pesquería comercial como sea posible. Medidas de la tasa de mortalidad por pesca a más de un nivel de población también serían deseables, ya que ellas harían posible la verificación de la bondad de la forma de la ecuación (13a) en describir los cambios de población bajo la influencia conjunta del crecimiento y de la pesca.

A fin de aplicar la teoría aquí desarrollada a la pesquería del atún tropical, será necesario compilar estadísticas de pesca, abundancia e intensidad de pesca a través de un considerable número de años, comenzando tan temprano en la historia de la pesquería como sea posible. Esta tarea está bastante avanzada. También será necesario obtener alguna estimación de la tasa de mortalidad por pesca o ingeniarse algún otro medio de estimar la constante k_2. La estimación de la mortalidad por pesca por medio de experimentos de marcación promete ser un problema muy difícil en el caso de los atunes. Exploración de otros medios de obtener la relación entre U y P parece, por consiguiente, constituir una importante línea de investigación.

Bibliografía Citada

Baerends, G. P.

1947 De rationeele exploitatie van den zeevischstand, in het bijzonder van den vischstand van de Noordzee.

Min. U. Landb., Visscherij en Voldselvoorz Verslagen en Mededeelingen van de Afdieling Visscherijen No. 36, 80 pp.

(Eng. translation in U. S. Fish and Wildlife Service Special Scientific Report—Fisheries, No. 13)

Büchmann, A.

1938 Ueber den Höchstertrag der Fischerei und die Gesetze organischen Wachstums.
Ber. der Deutschen Wissench. Komm.f.
Meersef. N.F., Vol. 9, pp. 16-48

Burkenroad, M.

1951 Some principles of marine fishery biology.
Publ. Inst. Mar. Sci., Vol. II, No. 1, pp. 177-212

1953 Theory and practice of marine fishery management.
Jour. du Conseil, Vol. 18, No. 3, pp. 300-310

Clark, F. N.

1952 Review of the California Sardine Fishery.
Cal. Fish and Game, Vol. 38, No. 3, pp. 367-380

Clark, F. N. and A. E. Daugherty

1952 Average lunar month catch by California sardine fishermen, 1949-50 and 1950-51.
Cal. Fish & Game, Vol. 38, No. 1, pp. 85-97

Clark, F. N. and J. F. Janssen

1945 Movements and abundance of sardine as measured by tag returns.
Cal. Fish & Game, Bull. No. 61, pp. 7-42

Gause, G. F.

1934 The struggle for existence.
Baltimore, Williams & Wilkins Co., 163 pp.

Graham, M.

1935 Modern theory of exploiting a fishery, and applications to North Sea trawling.
Jour. du Cons., Vol. 10, No. 3, pp. 263-274

1939 The sigmoid curve and the overfishing problem.
Cons. Perm. Int. Expl. Mer., Rapp. et Proc. Verb., Vol. 110, pp. 15-20

Lotka, A. J.

1923 Contribution to quantitative parasitology.
Jour. Wash. Acad. Sci., Vol. 13, No. 8, pp. 152-158

1925 Elements of physical biology.
Baltimore, Williams & Wilkins Co., 460 pp.

Nicholson, A. J.

1947 Fluctuation of animal populations.
Austr. and N. Z. Assoc. Adv. Sci., Perth Meeting, August 1947
Section D. Zoology, pp. 134-147

1950 Competition for food among *Lucilia caprina* larvae.
8th Int. Congress of Entomology, Proceedings, Stockholm 1948, pp. 277-281

Pearl, Raymond

1925 The biology of population growth.
New York, Alfred A. Knopf, 260 pp.

Schaefer, M. B., O. E. Sette, and J. C. Marr

1951 Growth of the Pacific Coast pilchard fishery to 1942.
U. S. Fish & Wildlife Svc., Research Rept. 29, 31 pp.

Thompson, W. F.

1950 The effect of fishing on stocks of halibut in the Pacific.
Publ. Fish Res. Inst., U. of Wash., March 10, 1950, 60 pp.

Thompson, W. F. and F. H. Bell

1934 Biological statistics of the Pacific halibut fishery.
Report Int. Fish. Comm. No. 8, 49 pp.

Thompson, W. F. and W. C. Herrington

1930 Life history of the Pacific halibut
(1) Marking experiments.
Rept. Int. Fish. Comm. No. 2, 137 pp.

Volterra, Vito

1926 Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi.
Mem. R. Acad. Naz. dei Lincei. Ser. VI, Vol. 2.

Volterra, Vito and D'Ancona, Umberto

1935 Les associations biologiques au point de vue mathematique.
Actualites Scientifiques et Industrielles 243, 96 pp.

Willers, F. A.

1948 Practical analysis, graphical and numerical methods.
(Translated by R. T. Beyer)
New York, Dover Publications, 1948, 422 pp.